古 脊 椎 动 物 学 报
VERTEBRATA PALASIATICA

DOI: 10.19615/j.cnki.1000-3118.171124

Implications for Late Miocene diet from *Diceros gansuensis*: starch granules in tooth calculus

CHEN He[1,2] WANG Shi-Qi[1] TAO Da-Wei[3] XIA Xiu-Min[1,2]
CHEN Shan-Qin[4] WU Yan[1*]

(1 *Key Laboratory of Vertebrate Evolution and Human Origins of Chinese Academy of Sciences*, *Institute of Vertebrat Paleontology and Paleoanthropology*, *Chinese Academy of Sciences* Beijing 100044
* Corresponding author: wuyan@ivpp.ac.cn)
(2 *University of Chinese Academy of Sciences* Beijing 100049)
(3 *Center for Historic Cultural Heritage Conservation and Research*, *Zhengzhou University* Zhengzhou, Henan 450001)
(4 *Hezheng Paleozoological Museum* Hezheng, Gansu 731200)

Abstract Reconstructing the diet of extinct species is a fundamental goal in vertebrate paleobiology. Dental calculus is the calcium phosphate deposits on teeth, which captures a large number of food particles and contains the food information of ancient animal. It is possible to explore ancient animal dietary and investigate the environmental information from dental calculus. A large number of starch granules were found in dental calculus of *Dicros gansuensis* excavated from the earliest Late Miocene Guonigou fauna of the Linxia Basin, Gansu Province. It is the first time that starch granules from Late Miocene were found. We classified the ancient starch granules by its morphological characteristics and also analyzed the starch granules of leaves of modern plants around the living environment of *D. gansuensis* to find modern starch granules and compare them with ancient ones. The results indicate that *D. gansuensis* may eat not only shrubs leaves, such as the plant from Caprifoliaceae, but also some tree leaves from Juglandaceae (walnut), and maybe some herbs from Ranunculaceae and Polygonaceae. It is consistent with the results of previous morphological studies, and it also provides more information. Our study extends the range of time and object for dental calculus research, and offers more possibilities for research on feeding habits of ancient mammals.

Key words *Diceros gansuensis*, dental calculus, starch granules, Late Miocene

Citation Chen H, Wang S Q, Tao D W et al., Implications for Late Miocene diet from *Diceros gansuensis*: starch granules in tooth calculus. Vertebrata PalAsiatica, DOI: 10.19615/j.cnki.1000-3118.171124

国家自然科学基金(批准号：41472145, 41372001, 41430102)和国家重点基础研究发展计划(编号：2015CB953803)资助。

收稿日期：2017-08-29

晚中新世甘肃黑犀(*Diceros gansuensis*)的食性——基于牙结石淀粉粒证据

陈 鹤[1,2] 王世骐[1] 陶大卫[3] 夏秀敏[1,2] 陈善勤[4] 吴 妍[1]

(1 中国科学院古脊椎动物与古人类研究所，中国科学院脊椎动物演化与人类起源重点实验室 北京 100044)

(2 中国科学院大学 北京 100049)

(3 郑州大学历史文化遗产保护研究中心 河南郑州 450001)

(4 和政古动物化石博物馆 甘肃和政 731200)

摘要：古动物食性研究是动物系统演化过程研究中的重要问题。牙结石中的微体植物化石如淀粉和植硅体等是揭示古代动物食性的重要依据。本研究分析了中国甘肃晚中新世最早期郭泥沟动物群发现的甘肃黑犀(*Dicros gansuensis*)牙结石中淀粉粒的形态及组合特征，并结合现生植物嫩叶淀粉粒形态对比，探讨了黑犀的食性及其环境意义。结果显示，晚中新世甘肃黑犀以进食灌木枝叶(如忍冬科的繁果忍冬和猥实)和一些乔木类嫩叶(如胡桃科的胡桃)为主，同时可能会涉及一些草本植物(如蓼科酸模和毛茛科耧斗菜), 这一结论与之前形态学研究结果相一致，并有所补充。本次研究首次将淀粉粒的形态数据前推至距今11.6 Ma的晚中新世，扩展了牙结石研究的对象和时间范围，为有关哺乳动物食性的研究打开了新视野。

关键词：甘肃黑犀，牙结石，淀粉粒，晚中新世

1 研究背景

对食性特征的研究是探讨古动物对于气候环境变化的适应性及演化分异的重要课题，对于研究动物演化具有重要意义。牙结石是牙齿上的磷酸钙沉积，它的形成伴随着动物的一生，通常能忠实地记录动物的饮食内容(Power et al., 2015), 其矿化程度与釉质相近，故而能在漫长的地质年代中妥善地保存下来，且只要环境适宜，内里的有机成分也可随之保存(Lieverse, 1999; Henry et al., 2011)。许多相关的考古学研究表明，牙结石所包含的植硅体、淀粉粒等植物微体化石总体保存较为理想。一般说来，提取牙结石中的植物微体化石，可望揭示古动物的饮食信息，进而探讨其生活环境及习性。

目前，借助牙结石分析方法来探讨饮食结构的研究多以人类为主要研究对象。研究者应用该方法研究不同时期人科成员的古食谱信息，取得了许多重要成果(Blatt et al., 2010; Hardy et al., 2010, 2012; Warinner et al., 2014a, b; 李明启等，2010)。牙结石并非人类所特有，如Hershkovitz (1998)发现中新世*Sivapithecus* (西瓦古猿)的牙齿上存有牙结石。Power等(2015)基于二十多年的野生大猩猩群体取食行为的观察记录，研究了牙结石中信息记录的规律与特点，该研究发现：长期摄入的食物会以微体残留物形式记录在牙结石中，其中淀粉粒可基本反映大猩猩的取食对象。此外，有关大猩猩的其

他信息也可从牙结石微体残留物中得到反映，比如断奶年龄、食物加工技术等。在古动物方面，Asevedo等(2012)将该方法和牙齿微痕研究相结合，以了解更新世嵌齿象类*Notiomastodon platensis*的食物结构和取食行为。发现嵌齿象摄取的植物类型很多，包括草本植物、树的枝干、树叶以及植物的茎等等，推断当时干旱恶劣的气候环境灾变极有可能导致嵌齿象的灭绝。Gobetz和Bozarth (2001)在晚更新世美洲乳齿象*Mammut americanum*三个不同个体所属臼齿的牙结石中，发现了硅藻和大量的*Pooid*植硅体，表明这些美洲乳齿象生活在靠近水源的阴凉、潮湿环境中。综上所述，不论是现生动物，还是已灭绝的古动物，牙结石研究都能重建其食物结构，指示其生活环境。但这一方法在动物研究中运用较少，而在古动物研究中更是凤毛麟角。本研究为日后该方法在古动物领域的应用提供了基础。

本文牙结石研究对象是甘肃黑犀(*Diceros gansuensis*), 属于甘肃临夏盆地晚中新世最早期的郭泥沟动物群，当时的中国北方属于草原广布、气候干燥的温带草原环境(梁忠、邓涛，2005)。甘肃黑犀发育有垂直的枕面，这一结构特征指示甘肃黑犀与其现生后裔非洲黑犀一样，以草原地带的灌木枝叶为食(邓涛、邱占祥，2007)。在此基础上，本文尝试针对HMV 1528的牙结石，进一步探究晚中新世甘肃黑犀的进食信息。

2 实验材料与方法

2.1 实验取材

黑犀属(*Diceros*)是犀科的4个现生属之一，现仅存一种(*D. bicornis*), 生活在非洲。甘肃黑犀(*D. gansuensis*)发现于甘肃临夏盆地晚中新世早期的郭泥沟动物群和大深沟动物群(邓涛、邱占祥，2007), 是黑犀属的一个灭绝种。

本次实验样品取自编号为HMV 1528的甘肃黑犀(HMV：甘肃和政古动物化石博物馆标本编号)上颌臼齿齿冠的颊侧(如图1箭头指示处)。HMV 1528出土于东乡县那勒寺镇郭



图1 HMV 1528头骨侧视图

Fig. 1 Lateral view of the cranium of HMV 1528

The arrows indicate the location of samples

泥沟，属于晚中新世早期柳树组下部郭泥沟动物群，时代为晚中新世灞河期的最早期(邓涛等，2015), 相当于欧洲Vallesian期的早期(Steininger, 1999), 古地磁年龄为11.6 Ma。

实验同时采集牙结石表面的围岩、上颌骨部位表面围岩，以及该化石产出层位的围岩样品以排除埋藏时的环境污染以及地质沉积时的污染。

2.2 实验方法

植物微体残留物主要包括植硅体和淀粉粒，由于这两者的化学特性以及比重的不同，一般情况下需分别进行实验提取。但由于可选化石样品稀少珍贵，可望获取的牙结石样品量极为稀少，迫使将提取工作合并为一。屈亚婷(2014)在合江洞犀类牙结石提取实验中有给出犀牛牙结石研究方法参考：纯水清洗离心后直接制片观察。由于本次样品(晚中新世)在时代上早于合江洞内样品(早更新世), 为了能取得理想的实验结果，本实验还参考了Power等(2015)、Asevedo等(2012)以及Gobetz和Bozarth (2001)提出的其他动物提取牙结石的实验方法，并依据现实情况，改良运用。方法如下：

将样品加入蒸馏水超声震荡后，加入10%的盐酸前处理。废弃上部浮液，保留下部沉淀物后加入蒸馏水清洗两遍，以比重2.3的溴化锌溶液提取，最后用纯水洗去溴化锌，室温下晾干，制片观察。本次实验过程中加入了只含有蒸馏水的对比样以检测实验室环境污染。

牙结石表面的围岩、上颌骨部位表面围岩以及该化石产出层位的围岩样品，均采取与牙结石一样的实验方法制片显微观察。观察结果中均未发现淀粉粒。

3 实验结果与讨论

3.1 牙结石显微观察结果与讨论

淀粉粒具有晶体特征，表现为当偏振光穿过时，会发生双折射现象(Birefringence), 在明亮的淀粉粒表面呈现消光十字(Extinction cross), 又称为马耳他十字(Maltese cross) (Gallant et al., 1997), 这一特征可用于区分淀粉粒和非淀粉颗粒。另外，在显微镜下观察时，如果旋转起偏镜(Rolariser), 消光十字会随之发生偏移，这一特性被认为只有淀粉粒才具备(Loy, 1994)。

本次实验制片显微观察共发现376颗淀粉粒，约88%的淀粉粒粒径分布在5~15 μm, 9%的淀粉粒粒径分布在15~20 μm, 个别粒径分布在>20 μm 或<5 μm的范围。

实验观察到的淀粉粒多数呈现十字消光涣散、挤压变形以及水解变形等现象。导致这些现象的因素有很多。首先，被取食的植物进入口腔后，其中的淀粉粒不可避免会受到化学性(唾液)和机械性(咀嚼)的破坏。其次，该晚中新世样品在长时间的地质过程中，虽有牙结石的保护，但淀粉粒形态仍有可能因受到外界环境的影响而产生变化。另外在实验过程中，取样、前处理等物理化学因素，也可能使植物微体信息有所损失，对淀粉粒形态造成影响。仅有形态特征保存比较理想的76颗淀粉粒可被归类鉴别。

关于如何描述淀粉粒的形态特征，尚无统一的标准，往往取决于实验条件及研究者偏好(Barton, 2005; Mercader et al., 2008; 杨晓燕等，2010)。Torrence (2006)认为在古代

淀粉粒种属鉴定时，以下特征指标最为重要：1) 整体形态特征，包括二维形状(圆形，多边形，椭圆形), 三维形状(球状，卵形，钟形), 轮廓，以及表面特征(光滑或粗糙，有无裂隙等); 2) 脐点位置和形状(居中或偏离中心，开放或封闭); 3) 裂隙状态和形状(有，无，形状为线形、星形或Y形); 4) 层纹状态(有，无); 5) 压力面的数量和特征(圆边或者成角度的边); 6) 消光十字的大小和形态(消光臂的角度或者相对长度)。本文以上述指标为基础，结合本次实验观察的客观条件，采用以下特征来描述并分类淀粉粒：1) 淀粉粒的二维形状；2) 淀粉粒的长度(穿过脐点的最长径); 3) 脐点形状(开放或封闭); 4) 层纹状态；5) 裂隙(有无，形状); 6) 消光十字的形态(消光臂的角度)；7) 接触面(淀粉粒聚合在一起时，两两之间的接触面)状态。通过以上七个特征，可将这76颗形态特征保存比较理想的淀粉粒大致分为8个类别(图2)。

第一类淀粉粒有6颗，粒径：11.2~14.4 μm, 脐点开放，外形轮廓近圆形，表面无层纹，无裂隙。该类最大的特点是具有超过两个的丘陵状凸起，围绕并倾向消光十字交叉中心(图2A, B)。

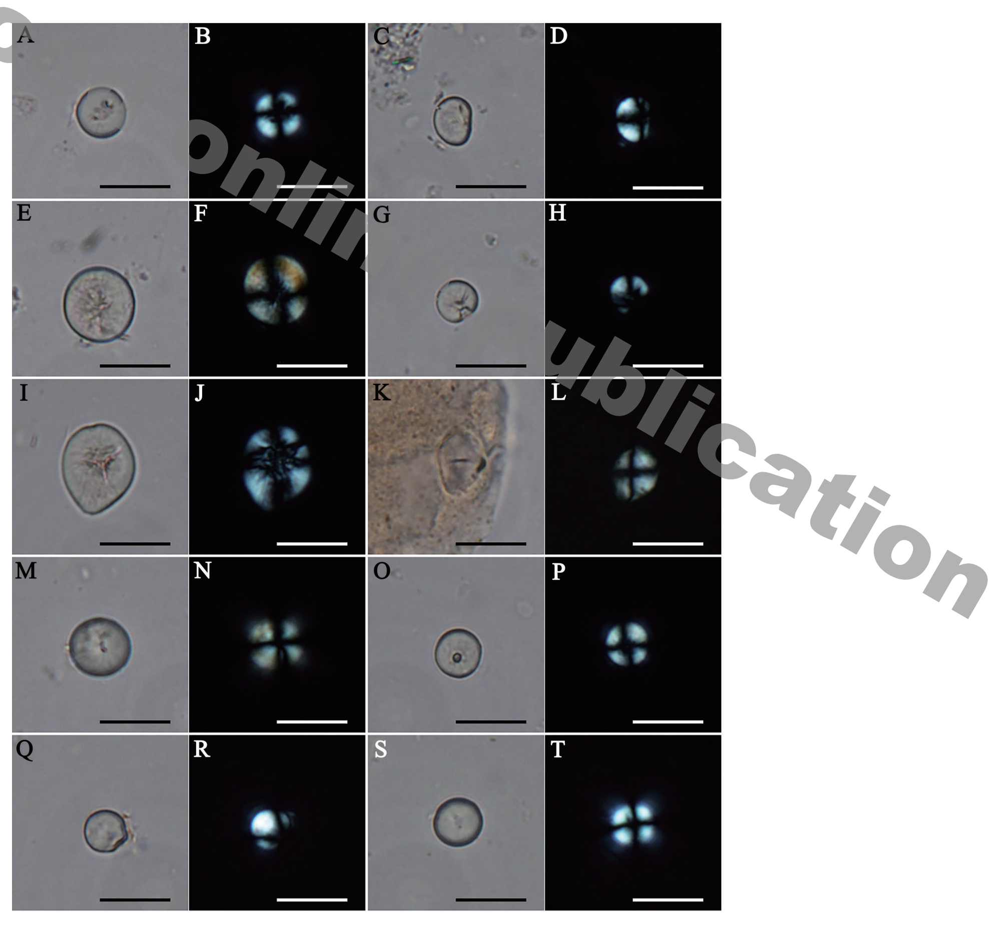


图2 正常光与偏光下HMV 1528牙结石中的淀粉粒

Fig. 2 Starch granules from HMV 1528 dental calculus in normal and polarized light

From left to the right, the 2nd and 4th columns are the polarized light figures of the 1st and 3rd columns

Scale bar = 20 μm

第二类淀粉粒有3颗，直径分别为13.4 μm、14.1 μm和17.1 μm, 脐点闭合，表面无纹层，无裂隙，外形轮廓不规则(图2C, D)。

第三类淀粉粒有5颗，粒径：18.4~25.7 μm。脐点闭合，外形轮廓似圆形，表面无纹层，无裂隙，十字消光臂在交叉处微有错位(图2E, F)。

第四类淀粉粒有7颗，粒径：11.1~23.4 μm。而这些淀粉粒表面裂隙形状有三种：第一种裂隙呈折状，靠近中心(图2G), 偏光镜下折状裂隙处的十字消光位置可看出，会消光(图2H), 镜下为该淀粉粒的斜侧面，外形轮廓近圆形，脐点开放，近中心区域有盆地状凹陷，表面无层纹；第二种裂隙呈Y型(图2I), 裂隙交叉中心在消光十字交叉中心(图2J), 且其中一个裂隙在偏光下会消光，从图中可看出其已渐显水解的状态；第三种裂隙呈直线(图2K), 位于淀粉粒表面消光十字中心(图2L), 并与其中一条消光线近乎重合，图中可看到淀粉类外包裹着杂质，但基本轮廓仍可看清，参考消光图可看出其正面轮廓呈现菱形且角钝圆滑。

第五类淀粉粒有11颗，粒径：7.8~19.3 μm。脐点开放，外形轮廓呈圆形，表面无层纹与裂隙(图2M), 最大的特点是消光中心有不规则曲线的盆地状凹陷(图2N), 面积大小不等，图中该类代表型淀粉粒中心凹陷的面积较小。

第六类淀粉粒有19颗，粒径：8.6~17.3 μm。脐点开放，外形轮廓近圆形，表面无层纹与裂隙(图2O), 最大的特点是其消光中心有大小不等的圆豆状凸起(图2P), 影响偏光下消光十字交叉中心的面积，围绕这种凸起有一圈较细的凹圈，图中该类代表型淀粉粒的圆豆状凸起较小。

第七类淀粉粒有7颗，粒径：6.5~11.5 μm。脐点闭合，表面无纹层与裂隙，其最大的特点是与其他淀粉粒有至少一个的接触面(图2Q)。从该类代表型淀粉粒偏光下的消光十字可看出(图2R), 镜下观察到的应为此淀粉粒的偏侧面，其接触面有两个。

第八类淀粉粒有18颗，粒径：6.2~17.9 μm。脐点闭合，表面无纹层，无裂隙，外形轮廓似圆形(图2S, T)。

古植物淀粉粒的研究是以现代植物淀粉粒研究为基础的。现代植物淀粉粒形态研究在澳洲和美洲等地开展较早，但由于东亚的植物种类分布与澳洲、美洲生长的植物差别较大，所以本研究主要参考国内的淀粉粒形态研究工作。对比已有的工作成果(杨晓燕等，2009, 2010; 葛威，2010; 陶大卫，2011)以及中国常见现代淀粉粒数据库(China Modern Starch Grain Database)的淀粉粒形态数据，发现此次牙结石中的淀粉粒形态类似于现代禾本科种子的淀粉粒。大麦属、小麦属、黑麦属、冰草属以及山羊草属中近圆形，表面无裂隙，脐点封闭的淀粉粒特征类型，与HMV 1528牙结石中的第三类淀粉粒较为相似，且粒径大小范围符合。此外，现代淀粉粒数据库里薏苡属和赖草属中一些淀粉粒脐点闭合，表面光滑无纹层，无裂隙，且十字消光臂在交叉处没有错位，这与HMV 1528牙结石中的第八类淀粉粒类似。HMV 1528生存环境为干旱草原植被，适于禾本科早期类群生长，与之同处于晚中新世的远角犀下颌上(北美内布拉斯加州)也发现了由于火山灰而保存完好未被消化的禾本科早期化石类群*Berriochloa* (Voorhies et al., 1979)。因此，晚中新世临夏盆地的禾本科植物很可能是HMV 1528的食物来源之一。

3.2 现代植物叶片实验结果与比对讨论

为了更充分地鉴别牙结石中其余的淀粉粒，还需寻找甘肃黑犀生存环境中其他相关植物的淀粉粒，用以对比鉴别。头骨形态的研究指示甘肃黑犀与其现生后裔非洲黑犀同样以草原地带的灌木枝叶为食(邓涛、邱占祥，2007)。因此本实验还提取了相关的现代植物嫩叶中的淀粉粒进行比对。

现代植物叶片实验 以临夏盆地孢粉研究工作(马玉贞等，1998)和甘肃黑犀头骨形态的指示特征为基础，选取了藜科(Chenopodiaceae)、胡桃科(Juglandaceae)、蓼科(Polygonaceae)、毛茛科(Ranunculaceae)、胡颓子科(Elaeagnaceae)和忍冬科(Caprifoliaceae) 24种植物嫩叶 (表1)。

提取现代植物叶片中淀粉粒的步骤较为简便。首先用蒸馏水超声清洗采集的叶片以避免外部环境的污染；其次为了模拟犀牛咀嚼叶片的过程，用玛瑙研钵研磨叶片直至叶片中的汁液流出；将汁液制片后显微观察。为了排除实验室环境对样品的污染，实验过程中加入了只含有蒸馏水的对比样以检测污染。

表1 现代植物叶片取样种类

Table 1 The sample of plant leaves

Family	Species
Caprifoliaceae	*Kolkwitzia amabilis* Graebn.
	Lonicera japonica Thunb.
	Lonicera maackii (Rupr.) Maxim.
	Lonicera tatarica L. ‘Fanguo’
	Lonicera tellmanniana Meisn.
	Weigela florida (Bunge) A. DC.
Chenopodiaceae	*Chenopodium album* L.
	Chenopodium urbicum L. subsp. *sinicum* H.W.Kung & G.L.Chu
Elaeagnaceae	*Elaeagnus mollis* Diels
	Elaeagnus pungens Thunb.
	Elaeagnus multiflora Thunb.
Juglandaceae	*Carya cathayensis* Sarg.
	Cyclocarya paliurus (Batalin) Iljinsk.
	Juglans mandshurica Maxim.
	Juglans regia L.
	Pterocarya stenoptera C. DC.
Polygonaceae	*Polygonum viscosum* Buch.-Ham. ex D. Don
	Reynoutria japonica Houtt.
	Rumex acetosa L.
	Rumex japonicus Houtt.
Ranunculaceae	*Aconitum carmichaelii* Debeaux
	Actaea cimicifuga L.
	Aquilegia viridiflora Pall.
	Clematis heracleifolia DC.

现代植物叶片显微观察结果与讨论 共有11种植物观察到了淀粉粒，包括：猬实(*Kolkwitzia amabilis* Graebn.)、金银忍冬(*Lonicera maackii* (Rupr.) Maxim.)、繁果忍冬(*Lonicera tatarica* L. ‘Fanguo’)、锦带花(*Weigela florida* (Bunge) A. DC.)、胡桃(*Juglans regia* L.)、香蓼(*Polygonum viscosum* Buch.-Ham. ex D. Don)、酸模(*Rumex acetosa* L.)、

乌头(*Aconitum carmichaelii* Debeaux)、升麻(*Actaea cimicifuga* L.)、耧斗菜(*Aquilegia viridiflora* Pall.)以及大叶铁线莲(*Clematis heracleifolia* DC.)。图3为其中10种植物嫩叶中形态特别的淀粉粒；升麻的淀粉粒粒径约5 μm, 外形轮廓似圆形，脐点闭合，表面无裂隙和纹层，属于大多数植物常见的基本型(无鉴别意义), 故未放置图片。

同一植物嫩叶中的淀粉粒形态不完全相同，如胡桃科的胡桃叶片中淀粉粒有表面无裂隙的，也有表面有裂隙的，且裂隙形状也有不同(图3A–F)。第一种有裂隙的淀粉粒外形近菱形且角钝圆滑，表面无纹层，脐点开放(图3A), 从其偏光图可看出裂隙位于淀粉粒中心，并与消光十字其中一条边近乎重合(图3B); 该淀粉粒大小和形态特征都与HMV 1528牙结石中第四类淀粉粒(图2K)极为相似。第二种淀粉粒的裂隙呈现似X形(图3C, D), 与黑犀牙结石淀粉粒区别较大，故不再赘述。第三种带裂隙的淀粉粒脐点开放，表面无纹层，裂隙呈明显的Y型(图3E), 其偏光图可见裂隙处会消光(图3F); 该淀粉粒的上述特点明显与HMV 1528牙结石中第四类(图2I)的淀粉粒极为吻合，形状与粒径大小上的偏差可能是由于HMV 1528牙结石中的淀粉粒(图2I)开始初显水解，有微变形。推测HMV 1528极有可能进食胡桃嫩叶。

不同科植物嫩叶中的淀粉粒有可能形态相似。如酸模(图3I)和金银忍冬(图3U), 分别属于蓼科和忍冬科，但都含有同一种淀粉粒，粒径较大，直径一般≥20 μm, 脐点闭合，外形轮廓为圆形，表面无裂隙但有弱的同心圆纹层。忍冬科的繁果忍冬淀粉粒有裂隙的种类(图3G)与胡桃科的核桃淀粉类中有裂隙的种类(图3A)也存在相似之处。且除外形更加圆滑一些，繁果忍冬有裂隙的淀粉粒(图3G)特征与HMV 1528牙结石中第四类(图2K)的淀粉粒很相似。推断HMV 1528可能也会取食繁果忍冬的嫩叶。随着对现生植物叶片淀粉粒研究工作的深入，不排除会出现更多种植物叶片中存在有相似特点的淀粉粒这一情况。因此需要大量的工作来不断充实现代淀粉粒形态数据，进一步提高淀粉粒形态分析的精度，使研究更加深入与细化。

酸模中还有一类淀粉粒(图3K), 脐点开放，外形轮廓呈圆形，表面无层纹与裂隙，经过其中心有一条不与消光十字任意一边重合的细微转折，其最大特点是消光中心有呈不规则曲线的盆地状凹陷。猥实淀粉粒(图3Q)与其极其相似，且二者与HMV 1528牙结石中第五类淀粉粒(图2M)也很相似，由此推测该犀牛可能会取食酸模和猥实的嫩叶。

耧斗菜中有一类淀粉粒(图3M), 外形轮廓近圆形，脐点开放，表面无层纹，偏光下的十字消光处可见其中心有裂隙微折(图3N), 靠近中心区域有盆地状凹陷, 这与HMV 1528牙结石中的第四类淀粉粒(图2G)较为相似，因此该犀牛可能会取食耧斗菜。

其余包括锦带花(图3O, P)、大叶铁线莲(图3S, T)、香蓼(图3W, X)和乌头(图3Y, Z)中的淀粉粒均与HMV 1528牙结石中的淀粉粒没有相似特征。

根据形态特征信息对比，牙结石淀粉粒形态特征越相似于现生植物淀粉粒特征，那么就更有可能来自于这种植物。因此，HMV 1528极有可能进食胡桃科胡桃的嫩叶，较可能取食忍冬科灌木类繁果忍冬和猥实的嫩叶，也可能会进食些许蓼科酸模及毛茛科耧斗菜的嫩叶。



图3 正常光与偏光下植物嫩叶中的淀粉粒

Fig. 3 Starch granules from young leaves in normal and polarized light

From left to the right, the 2nd and 4th columns are the polarized light figures of the 1st and 3rd columns

Scale bar = 20 μm

A–F. *Juglans regia* L. (胡桃); G, H. *Lonicera tatarica* L. 'Fanguo' (繁果忍冬); I–L. *Rumex acetosa* L. (酸模); M, N. *Aquilegia viridiflora* Pall. (耧斗菜); O, P. *Weigela florida* (Bunge) A. DC. (锦带花); Q, R. *Kolkwitzia amabilis* Graebn. (猬实); S, T. *Clematis heracleifolia* DC. (大叶铁线莲); U, V. *Lonicera maackii* (Rupr.) Maxim. (金银忍冬); W, X. *Polygonum viscosum* Buch.-Ham. ex D. Don (香蓼); Y, Z. *Aconitum carmichaelii* Debeaux (乌头)

4 结论

本次研究分析了晚中新世郭泥沟动物群甘肃黑犀牙结石中淀粉粒的形态特征，并结合现生植物淀粉粒形态对比和已有的食性研究，进一步探讨了黑犀的食性特征。甘肃黑犀除了会与其现生代表非洲黑犀一样取食灌木枝叶，以及禾本科的种子外，还极有可能取食当时环境中一些低矮乔木类嫩叶(如胡桃)和草本类嫩叶(如蓼科酸模和毛茛科耧斗菜)。这一研究结果与形态学分析结果相一致，反映了晚中新世甘肃黑犀取食对象的广泛性以及对环境的适应性。另外，本次研究首次将淀粉粒的形态数据推前到了至今11.6 Ma的晚中新世，拓展了牙结石研究的对象和时间范围，也为哺乳动物食性研究打开了新的视角。

致谢 感谢中国科学院植物研究所杨拓博士在采集现代植物样本中的帮助，中国科学院地理科学与资源研究所杨晓燕老师在淀粉粒鉴定中的指导，和政古动物化石博物馆的李俊龙先生在采集甘肃黑犀样品时给予的便利。

References

Asevedo L, Winck G R, Mothé D et al., 2012. Ancient diet of the Pleistocene gomphothere *Notiomastodon platensis* (Mammalia, Proboscidea, Gomphotheriidae) from lowland mid-latitudes of South America: stereomicrowear and tooth calculus analyses combined. Quatern Int, 255(1): 42–52

Barton H, 2005. The case for rainforest foragers: the starch record at Niah Cave, Sarawak. Asian Perspect, 44(l): 56–72

Blatt S H, Redmond B G, Cassman V et al., 2010. Dirty teeth and ancient trade: evidence of cotton fibres in human dental calculus from Late Woodland, Ohio. Int J Osteoarchaeol, 21(6): 669–678

Deng T, Qiu Z X, 2007. First discovery of *Diceros* (Perissodactyla, rhinocerotidae) in China. Vert PalAsiat, 45(4): 287–306

Deng T, Hou S K, Shi Q Q, 2015. Selection of the lower boundary stratotype of the terrestrial Upper Miocene Bahean Stage in China. Acta Geosci Sin, 36(5): 523–532

Gallant D J, Bouehet B, Baldwin P M, 1997. Baldwin, microscopy of starch: evidence of a new level of granule organization. Carbohyd Polym, 32: 177–191

Ge W, 2010. The application of starch analysis in achaeology. Ph. D thesis. Hefei: History of Science and Technology, University of Science and Technology of China. 1–138

Gobetz K E, Bozarth S R, 2001. Implications for Late Pleistocene mastodon diet from opal phytoliths in tooth calculus. Quat Res, 55(2): 115–122

Hardy K, Buckley S, Collins M J et al., 2012. Neanderthal medics? Evidence for food, cooking, and medicinal plants entrapped in dental calculus. Naturwissenschaften, 99(8): 617–626

Henry A G, Brooks A S, Piperno D R, 2011. Microfossils in calculus demonstrate consumption of plants and cooked foods in Neanderthal diets (Shanidar III, Iraq; Spy I and II, Belgium). PNAS, 108 (2): 486–491

Hershkovitz I, 1998. The evolution of oral microbiota and the spread of dental diseases. In: Greenblatt C L ed. Center for the

Study of Emerging Diseases. Philadelphia: Jerusalem Balaban Publishers. 363–383

Li M Q, Yang X Y, Wang H et al., 2010. Starch grains from dental calculus reveal ancient plant foodstuffs at Chenqimogou site, Gansu Province. Sci China Earth Sci, 40(4): 486–492

Liang Z, Deng T, 2005. Age structure and habitat of the rhinoceros *Chilotherium* during the Late Miocene in the Linxia basin, Gansu, China. Vert PalAsiat, 43(3): 219–230

Lieverse A R, 1999. Diet and the aetiology of dental calculus. Int J Osteoarchaeol, 9(4): 219–232

Loy T H, 1994. Methods in the analysis of starch residues on prehistoric stone tools. In Hather J G ed. Tropical Archaeobotany: Applications and New Developments. London: Routledge. 87–114

Ma Y Z, Li J J, Fang X M, 1998. Pollen assemblage in 30.6~5.0 Ma redbeds of Linxia region and climate evolution. Chin Sci Bull, 43(3): 301–304

Mercader J, Bennett T, Raja M, 2008. Middle stone age starch acquisition in the Niassa Rift, Mozambique. Quat Res, 70(2): 283–300

Power R C, Salazar-García D C, Wittig R M et al., 2015. Dental calculus evidence of Taï Forest chimpanzee plant consumption and life history transitions. Sci Rep, 5: 1–13

Steininger F F, 1999. Chronostratigraphy, geochronology and biochronology of the Miocene “Mammal-Zones (MN-Zones)”. In: Rössner G E, Heissing K eds. The Miocene Land Mammals of Europe. München: Dr. Friedrich Pfeil. 9–24

Tao D W, 2011. Starch grain identification and analysis and its implication in Archaeology. Ph. D thesis. Beijing: Scientific History and Archaeometry Chinese, Academy of Science, University of Chinese Academy of Sciences. 1–132

Torrence R, 2006. Description, classification, and identification. In: Torrence R, Barton H eds. Ancient Starch Research. Walnut Creek: Left Coast Press. 115–144

Voorhies M R, Thomasson J R, 1979. Fossil grass anthoecia within Miocene rhinoceros skeletons: diet in an extinct species. Science, 206: 331–333

Warinner C, Hendy J, Speller C et al., 2014a. Direct evidence of milk consumption from ancient human dental calculus. Sci Rep, 4: 7104–7104

Warinner C, Rodrigues J F, Vyas R et al., 2014b. Pathogens and host immunity in the ancient human oral cavity. Nat Genet, 46(4): 336–44

Qu Y T, 2014. Dietary behaviors of *Gigantopithecus blacki* and their potential impact on the evolution of *G. blacki*. Ph. D thesis. Beijing: Institute of Vertebrate Paleontology and Paleoanthropology, University of Chinese Academy of Sciences. 1–170

Yang X Y, Kong Z C, Liu C J et al., 2009. Characteristics of starch grains from main nuts in North China. Quat Sci, 29(1): 153–158

Yang X Y, Kong Z C, Liu C J et al., 2010. Morphological characteristics of starch grains of millets and their wild relatives in North China. Quat Sci, 30(2): 364–371